

Biogeografía

Análisis biogeográfico de los humedales del sistema fluvial del Río de la Plata basado en plantas trepadoras y epífitas

Biogeographical analysis of the Río de la Plata fluvial system wetlands based on climbing and epiphyte plants

Elián Leandro Guerrero ^{a, b}, María José Apodaca ^{a, b, *}, Florencia Débora Dosil-Hiriart ^b y Pablo Alejandro Cabanillas ^{b, c}

^a División Plantas Vasculares Dr. Ángel L. Cabrera, Herbario LP, Museo de La Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina

^b Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina

^c Cátedra de Dendrología, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, 60 y 119, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina

* Autor para correspondencia: apodaca@fcnym.unlp.edu.ar (M.J. Apodaca)

Recibido: 25 octubre 2017; aceptado: 16 abril 2018

Resumen

Para las regionalizaciones ecológicas los humedales costeros de la cuenca del Plata son una unidad independiente, ya que sus características contrastan con las zonas que atraviesan. En el caso de las regionalizaciones históricas basadas en áreas de endemismos, no ocurre lo mismo, no existe consenso acerca de si los ambientes ribereños son una unidad biogeográfica, y en el caso que lo sean, a qué provincia biogeográfica pertenecen. Las hipótesis son: *a)* el sistema de humedales y bosques pertenece a la provincia Paranaense; *b)* pertenece a la provincia Pampeana, y *c)* no es posible ubicarlos en regionalizaciones terrestres. Para verificar cuál de las hipótesis tiene mayor sustento, se realizó una búsqueda de patrones de distribución. Se estudió la distribución de plantas trepadoras y epífitas que alcanzan la costa argentina del Río de la Plata por la vía fluvial. Se recopilaron los patrones de distribución de las especies fluviales y se precisó la ubicación del sistema en las regionalizaciones históricas. La gran cantidad de especies restringidas a esta zona nos permite reconocerla como un área de endemismo anidada dentro de la provincia Paranaense. Esto apoya la hipótesis de que las selvas en galería son una extensión del distrito de las selvas mixtas de la provincia Paranaense.

Palabras clave: Áreas de endemismo; Paraná; Plantas vasculares; Sistema fluvial Río de la Plata

Abstract

Ecological regionalization schemes emphasize the coastal wetlands of the Plata basin as an independent unit, because their characteristics contrast with the areas they cross. In the historical regionalization schemes, based on areas of endemism, there is no consensus to whether the riverine environments are a biogeographic unit, and in the case

that they are, to which biogeographic province they belong. The positions about this topic can be summarized as: *a)* the wetland and forests system belongs to a district within the Paraná province; *b)* belongs to the Pampean province, and *c)* it is not possible to locate them in terrestrial regionalizations. In order to verify which of the hypotheses is better supported, an exploration for common distribution patterns was made, based on the concept that nestedness of areas of endemism is the essential tool for a regionalization. The geographic distribution of the climbing plants and epiphytes species that reach the Argentine coast of the Río de la Plata by the fluvial route was studied. Recurrent patterns of geographic distribution of river species were achieved and the location of the system in the biogeographic units recognized in the historical regionalizations was specified. The large number of species restricted to this area allows us to recognize it as an area of endemism nested within the Paraná province. This supports the hypothesis that gallery forests can be considered an extension of the Mixed Forests district of the Paraná province.

Keywords: Areas of endemism; Paraná; Vascular plants; Río de la Plata fluvial system

Introducción

El sistema fluvial del Plata comprende 3 tributarios principales, los ríos Paraguay, Paraná y Uruguay, que confluyen en el Río de la Plata (fig.1). Sus márgenes se encuentran cubiertos por bosques y selvas desde sus nacientes en zonas inter o subtropicales hasta su desembocadura en una zona templada dominada por pastizales (Cabrera y Dawson, 1944; Hueck, 1972; Menalled y Adamoli, 1995; Oakley et al., 2005). De tal modo, los ríos de esta cuenca sirven de ruta de movilidad para organismos terrestres subtropicales que de otro modo no alcanzarían la latitud del Río de la Plata (Ringelet, 1955). En el pasado estos ríos pudieron haber servido de refugios o relictos para muchas especies durante distintas fases climáticas (Giraud y Arzamendia, 2004), aunque la presencia de relictos en el sector sur de la cuenca es dudoso (Guerrero, 2014). Teniendo esto en cuenta se ha considerado que la composición de especies de los pajonales y bosques de la costa del Río de la Plata está condicionado fuertemente por la biota de su área fuente río arriba (Menalled y Adamoli, 1995). Se ha comprobado que la composición de especies de árboles entre el eje Paraguay-Paraná y el eje Uruguay es disímil, y los bosques conformados por árboles del primero, que tiene mayor influencia del Chaco Húmedo, alcanzan hacia el sur solo el sector superior y medio del delta del Paraná, mientras que los árboles del segundo habitan hasta las selvas marginales del delta inferior y el Río de la Plata (Burkart, 1957; Cabrera y Dawson, 1944; Menalled y Adamoli, 1995; Nore et al., 2005). Esto mismo se verifica para algunos vertebrados, por lo cual se ha propuesto que el curso del Paraná puede ser transicional entre el Chaco Húmedo y la provincia Paranaense (Arzamendia et al., 2015). No obstante, la dispersión actual de flora y fauna enmascara los resultados de procesos ecológicos y geomorfológicos del pasado que explican más parsimoniosamente algunos

patrones de distribución (Arzamendia y Giraud, 2009; Arzamendia et al., 2015).

Los esquemas de regionalización ecológicos (ecorregiones, mapas de vegetación) destacan a los humedales costeros de la cuenca del Plata como una unidad independiente, en virtud de que sus características contrastan respecto de las zonas que atraviesa (Burkart et al., 1999; Dinerstein et al., 1995; Hueck, 1972; Matteucci, 2012). En el caso de los esquemas históricos, basados en áreas de endemismos, no ocurre lo mismo, ya que no existe consenso acerca de si los ambientes ribereños son una unidad biogeográfica, y en el caso que lo sean, a qué provincia biogeográfica pertenecen (cf. Giraud y Arzamendia, 2018; Morrone, 2014). Sobre esta temática Ringelet (1955, 1961), con base faunística, reconoce una unidad biogeográfica que abarca el curso inferior del Paraná, su delta y el curso inferior del Uruguay, relacionada con las selvas del extremo noreste de Argentina y con el Chaco Húmedo. En coincidencia, Cabrera (trabajos fitogeográficos de 1951, 1953, 1958 y 1976) considera a las selvas marginales de los ríos Paraná y Uruguay dentro del distrito de las selvas mixtas de la provincia Paranaense. Grela (2004) y Dos Santos et al. (2016), para la República Oriental del Uruguay, manifiestan criterios similares, mapeando las galerías fluviales como parte de la provincia Paranaense, o considerando a todo el país en dicha provincia. En análisis recientes (Giraud y Arzamendia, 2018) el río Paraná resultó estar vinculado con el Chaco Húmedo, mientras que el Río Uruguay lo está con la provincia Paranaense. En este último trabajo se reconocen 3 áreas de endemismo que involucran los principales humedales de la Mesopotamia argentina: selva Atlántica + río Uruguay (abarca las selvas mixtas de Misiones y las selvas en galería del río Uruguay hasta su desembocadura), río Paraguay (comprende el tramo inferior de este río) y Chaco Húmedo (todo el Chaco Húmedo y el río Paraná hasta su delta). Sin embargo,

las selvas en galería y humedales del sistema fluvial del Plata, junto con otras comunidades edáficas, pasan a ser un componente secundario característico de la provincia Pampeana en los esquemas de Cabrera (1971) y Cabrera y Willink (1973). En estos trabajos solo las asociaciones vegetales climax se agruparon en categorías fitogeográficas según las relaciones de parentesco pero no así las comunidades edáficas (comunidades inestables que se desarrollan sobre suelos no maduros) a las que se les restó importancia, llegando incluso a considerar ambiguamente a los bosques como parte del distrito de las selvas mixtas y como una comunidad edáfica de la provincia Pampeana al mismo tiempo (Cabrera, 1971). No obstante, no sería correcto analizar los bosques fluviales del río Paraná desde el punto de vista estrictamente “clementsiano” por las faltas de tendencias direccionales y su alta tasa de cambio como consecuencia de la relación desigual entre caudal y volumen (Neiff, 1990). Algunas incongruencias y ambigüedades del sistema de Cabrera como el expuesto aquí, destacado ya por Ribichich (2002), han comenzado a ser abordadas en los últimos tiempos (Eliás y Aagesen, 2016; Giraudo y Arzamendia, 2018).

El esquema de Cabrera y Willink (1973) es el más utilizado en trabajos recientes y es el antecedente más importante de regionalización de América Latina hasta la regionalización de Morrone (2014). Este último autor ha definido cada provincia biogeográfica de la región Neotropical con sus taxones endémicos, logrando una regionalización mejor soportada filogenéticamente. Cada provincia es, por lo tanto, un área de endemismo bien definida e independiente de las fisonomías presentes y de los taxones “característicos” (abundantes en el área estudiada pero no endémicas) o “dominantes” (que dominan la estructura de la comunidad). En este esquema, la provincia Pampeana encierra los humedales del sistema del Plata desde el curso medio de los ríos Paraná y Uruguay hasta el Río de la Plata, lo cual implica que este sistema no pertenecería a la provincia biogeográfica Paranaense.

La dificultad de atribuir una categoría biogeográfica a este sistema de humedales fue destacada por Neiff (2001), quien propone que el problema surge al intentar clasificar este ecosistema, prácticamente acuático (ya que está sujeto al régimen hidrológico de los ríos de la cuenca), dentro de las regionalizaciones planteadas para ecosistemas terrestres. Por otra parte, el mismo autor (Neiff et al., 2005) opina que no existen taxones endémicos del sistema fluvial debido a los flujos horizontales de información que han actuado durante milenios homogeneizando la composición de especies entre cuencas. En concordancia, Di Giacomo y Contreras (2002) determinaron que los humedales del Paraná no constituyen una unidad por presentar una heterogeneidad tal de sus variables fundamentales que

determinan cambios en la composición de su biota a lo largo de un gradiente norte-sur.

Las posturas expuestas se pueden resumir como: *a)* el sistema de humedales y bosques pertenece a un distrito dentro de la provincia Paranaense; *b)* pertenece a la provincia Pampeana; *c)* el río Paraná está relacionado con el Chaco Húmedo y solo el río Uruguay a la provincia Paranaense, y *d)* no es posible ubicarlos en las regionalizaciones terrestres.

Con el objetivo de verificar cuál de las hipótesis biogeográficas tiene mayor sustento se ha realizado una búsqueda de patrones de distribución comunes, basados en el concepto de que la anidación de áreas de endemismo es la materia prima para realizar una regionalización (Crisci et al., 2003; Escalante, 2009). La idea principal es analizar si los ecosistemas ribereños quedan anidados dentro del dominio Chaqueño, relacionados con la provincia Pampeana o con el Chaco Húmedo, o en el dominio Paranaense, dentro de la provincia Paranaense. Para ello, se analizará la distribución geográfica de las especies de plantas trepadoras y epífitas que alcanzan la costa argentina del Río de la Plata por la vía fluvial. Con este grupo diverso y representativo se espera recopilar los patrones recurrentes de distribución geográfica de las especies fluviales y precisar la ubicación del sistema en las unidades biogeográficas reconocidas en la regionalización de Morrone (2014).

Material y métodos

Para identificar la pertenencia del área de estudio a las unidades previamente definidas por Morrone (2014), se realizó la búsqueda de patrones comunes de distribución. Se estudió el área de distribución de 108 especies de plantas vasculares trepadoras y epífitas del Río de la Plata. Ambos tipos biológicos de plantas son muy conspicuos en el área de estudio (Burkart, 1957), representan una gran parte del espectro de familias de plantas presentes en la región (Cabrera, 1970), tienen una riqueza de especies superior a la de otros grupos como árboles o arbustos y se encuentran mejor representados que grupos como hierbas terófitas, hemicriptófitas y criptófitas en listados de especies y herbarios (obs. pers.). Por otra parte, las plantas trepadoras y epífitas están siendo estudiadas desde el punto de vista florístico y ecológico en la Reserva Municipal Selva Marginal Quilmeña por los autores desde el año 2013 (Dosil-Hiriart et al., 2018). Por lo tanto, consideramos que son un grupo adecuado para realizar un análisis biogeográfico.

Los tipos biológicos trepadora y epífita son determinados por la relación entre la planta y su soporte. Cabanillas y Hurrell (2012) clasifican a las trepadoras en escandentes

(con mecanismos especializados de ascenso; enredaderas y lianas) y apoyantes (sin mecanismos especializados).

El área de estudio se centra en el Río de la Plata y el delta del Paraná, ya que éste es el punto culminante del sistema fluvial y presenta una muestra representativa de su elenco de plantas (fig. 1). La planicie de inundación del Río de la Plata, así como también las de los ríos Paraná y Uruguay, está ocupada por diversas comunidades vegetales que se disponen, en mayor o menor medida, en franjas paralelas a la costa en consonancia con los rasgos geomorfológicos dominantes (Cabrera, 1949). En este trabajo se analizó la flora de las comunidades higrófilas (bosques-selvas, matorrales y comunidades herbáceas-palustres) de albardones y planicies costeras, excluyendo con esto a las comunidades xerófilas de las barrancas y cordones de playa. Tanto el albardón costero como las playas del Río de la Plata pertenecen al sector subaéreo del delta del Paraná (Cavallotto, 2002; Marcolini y Parker,

1992). Se recurrió a los listados de especies de 4 áreas protegidas en las que las plantas trepadoras y epífitas han sido bien estudiadas: delta del Paraná e isla Martín García (Burkart, 1957; Hauman, 1925; Lahitte y Hurrell, 1996; Hurrell, 2000), Reserva Natural Municipal Rivera Norte (Rodríguez-Tourón y Gasparri, 2017), Reserva Selva Marginal Quilmeña (Dosil-Hiriart et al., 2018; Guerrero et al., 2012) y Reserva Natural Punta Lara (Cabrera y Dawson, 1944; Cellini et al., 2012; Giudice et al., 2011; Guerrero y Cellini, 2017; Moschione y Klimaitis, 1988). Estos datos se complementaron con la flora de la provincia de Buenos Aires (Cabrera, 1970).

Análisis de patrones biogeográficos. Se analizó la distribución geográfica completa de cada especie a partir de datos obtenidos de la Flora del Cono Sur (Zuloaga et al., 2008), floras locales (Arbo y Tressens, 2002; Burkart, 1987; Cabrera, 1970; Pensiero et al., 2005), bibliografía especializada (De la Sota, 1973; Fonseca et al., 2017;



Figura 1. Mapa de vegetación del sistema fluvial del Plata mostrando la vegetación subtropical asociada (modificado de Hueck, 1972). En gris oscuro, los bosques de *Araucaria angustifolia* (provincia de la Araucaria), en gris intermedio los bosques subtropicales deciduos y mesofíticos (provincia Paranaense) y en gris claro los bosques en galería y otros tipos de vegetación asociada a ríos en zonas desarboladas o pobres en bosques.

Smith y Downs, 1977; Zanotti et al., 2012), bases de datos en línea (GBIF, Tropicos, Flora Argentina, Flora do Brasil, 2020). Se incluyó a cada especie en alguna de las áreas de endemismo reconocidas en las regionalizaciones biogeográficas de Cabrera y Willink (1973) modificada por Morrone (2014). Los términos utilizados son los siguientes: Semicosmopolita, distribución amplia ocupando numerosas unidades biogeográficas de rango mayor, como reino o región; Neotropical, con distribución en distintas subregiones; Chaqueña, distribución en diferentes provincias tanto del dominio chaqueño como del paranaense —se han incluido en esta categoría algunas especies como *Pleopeltis minima* o *Dioscorea sinuata*, ya que habitan en toda la subregión Chaqueña e ingresan marginalmente en las Yungas (provincia de las Yungas de la subregión Brasileña) —; Chaco Húmedo, distribución en el distrito oriental de la provincia Chaqueña y el río Paraná; Dominio Paranaense, distribución en la provincia

Paranaense y alguna de las otras 2 provincias del dominio Paranaense (Atlántica y Araucaria) o ambas, extendiéndose por los bosques en galería hasta el área de estudio; Provincia Paranaense, distribución centrada en la provincia Paranaense, extendiéndose por los bosques en galería hasta el área de estudio; Restringida, endémica de los humedales de los ejes fluviales Paraguay-Paraná y Uruguay, así como la costa del Río de la Plata.

El esquema de Morrone (2014) junto con las correspondencias utilizadas en este trabajo se puede visualizar en la figura 2.

La superposición de las distribuciones geográficas de 2 o más organismos indica la existencia de un área de endemismo (Noguera-Urbano, 2016; Platnick, 1991). Por lo tanto, en este trabajo se remarcarán adicionalmente las especies restringidas al sistema fluvial para detectar si el mismo constituye un área de endemismo y se puede o no considerar una unidad en los esquemas de regionalización.

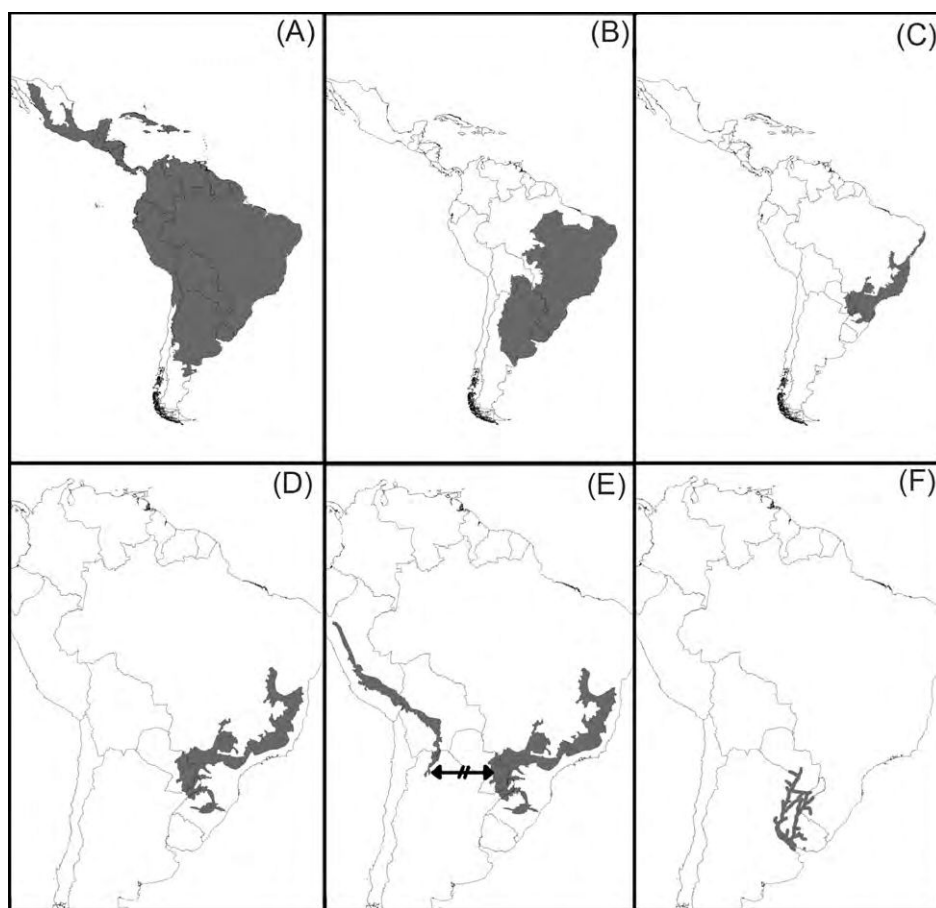


Figura 2. Áreas de endemismo utilizadas en este trabajo (modificado de Morrone, 2014). A) región Neotropical; B) subregión Chaqueña; C) dominio Paranaense; D) provincia Paranaense; E) disyunción entre provincias Yungas y Paranaense; F) distribución restringida.

Resultados

Se contabilizaron 108 especies de las cuales 12 son epífitas y 96 son plantas trepadoras. La tabla 1 muestra la distribución de cada especie presente en el área de estudio. Al clasificar las distribuciones geográficas de cada taxón en las categorías reconocidas por las regionalizaciones utilizadas (tabla 1) se observa una predominancia de taxones neotropicales de amplia distribución (40), seguido por especies de la subregión Chaqueña (35). El resto de las subdivisiones presentaron 7 especies cada una, con la excepción de la categoría “restringidas”, que solo presentó 5 especies. No se hallaron especies endémicas del Chaco Húmedo que alcancen el norte de Buenos Aires.

Discusión

Las especies semicosmopolitas, así como las neotropicales no tienen utilidad para abordar los objetivos de este trabajo, ya que no existe discusión sobre la pertenencia del área de estudio a la región Neotropical (Cabrera y Willink, 1973; Morrone, 2014). Una alta tasa de especies neotropicales de amplia distribución también fue reportada al analizar la composición arbórea de las provincias Paranaense y Pampeana (Oliveira-Filho et al., 2013). La gran abundancia de especies de la categoría subregión Chaqueña, las 7 especies del dominio Paranaense y las 7 especies de la provincia Paranaense se muestra acorde a la estructura de anidamiento de estas

Tabla 1

Plantas trepadoras y epífitas clasificadas por su distribución geográfica en las áreas de endemismo: semicosmopolitas, SC; neotropicales, NT; subregión Chaqueña, CH; disyuntas entre las provincias Paranaense y de las Yungas, DPY; dominio Paranaense, DP; provincia Paranaense, PP; endémicas de las riberas del Paraguay-Paraná y Uruguay, RE.

Distribución	Especie
SC	<i>Anredera cordifolia</i>
	<i>Cardiospermum halicacabum</i>
	<i>Ipomoea alba</i>
	<i>Ipomoea cairica</i>
NT	<i>Aristolochia fimbriata</i>
	<i>Aristolochia trilobata</i>
	<i>Bignonia callistegioides</i>
	<i>Byttneria filipes</i>
	<i>Byttneria scabra</i>
	<i>Callaeum psilophyllum</i>
	<i>Cardiospermum grandiflorum</i>
	<i>Cayaponia podantha</i>
	<i>Celtis iguanaea</i>
	<i>Cissus palmata</i>
	<i>Cissus striata</i>
	<i>Cissus verticillata</i>
	<i>Combretum fruticosum</i>
	<i>Convolvulus hermanniae</i>
	<i>Cynanchum montevidense</i>
	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>
	<i>Dolichandra unguis-cati</i>
	<i>Gomphrena elegans</i>
	<i>Gouania ulmifolia</i>
	<i>Iresine diffusa</i>
	<i>Acacia bonariensis</i>
	<i>Araujia angustifolia</i>
	<i>Araujia sericifera</i>
	<i>Calliandra parvifolia</i>
CH	<i>Ipomoea indica</i>
	<i>Ipomoea purpurea</i>
	<i>Pleopeltis macrocarpa</i>
	<i>Lathyrus pubescens</i>
	<i>Melica sarmentosa</i>
	<i>Mikania cordifolia</i>
	<i>Mikania micrantha</i>
	<i>Mikania parodii</i>
	<i>Mikania periplocifolia</i>
	<i>Pfaffia glomerata</i>
	<i>Philodendron undulatum</i>
	<i>Relbunium hypocarpium</i>
	<i>Serjania meridionalis</i>
	<i>Sicyos poliacanthus</i>
	<i>Smilax campestris</i>
	<i>Solanum amygdalifolium</i>
	<i>Solanum laxum</i>
	<i>Tillandsia recurvata</i>
	<i>Tillandsia usneoides</i>
	<i>Tragia volubilis</i>
	<i>Valeriana scandens</i>
	<i>Vigna adenantha</i>
	<i>Vigna luteola</i>
	<i>Oxypetalum balansae</i>
	<i>Passiflora coerulea</i>
	<i>Passiflora misera</i>
	<i>Passiflora morifolia</i>

Tabla 1
Continuación.

Distribución	Especie	
CH	<i>Camptosema rubicundum</i>	<i>Pleopeltis minima</i>
	<i>Cayaponia bonariensis</i>	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>
	<i>Clematis montevidensis</i>	<i>Relbunium valantoides</i>
	<i>Cyclanthera hystrix</i>	<i>Relbunium vile</i>
	<i>Dioscorea sinuata</i>	<i>Solanum angustifidum</i>
	<i>Dolichandra cynanchoides</i>	<i>Solanum nigrescens</i>
	<i>Herreria bonplandii</i>	<i>Tillandsia aeranthos</i>
	<i>Herreria montevidensis</i>	<i>Tillandsia myosura</i>
	<i>Ipomoea bonariensis</i>	<i>Tropaeolum pentaphyllum</i>
	<i>Ipomoea grandifolia</i>	<i>Vicia graminea</i>
	<i>Ipomoea indivisa</i>	<i>Vicia macrograminea</i>
	<i>Morrenia odorata</i>	<i>Vicia montevidensis</i>
	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	<i>Galium latoramosum</i>
	<i>Orthosia virgata</i>	
PPY	<i>Anchietea parvifolia</i>	<i>Ipomoea platensis</i>
	<i>Aristolochia triangularis</i>	<i>Rhipsalis lumbricoides</i>
	<i>Canavalia bonariensis</i>	<i>Tillandsia bandensis</i>
	<i>Gomesia bifolia</i>	
DP	<i>Cayaponia martiana</i>	<i>Mutisia coccinea</i>
	<i>Clematis bonariensis</i>	<i>Peperomia catharinae</i>
	<i>Ficus luschnatiana</i>	<i>Poikilacanthus tweedianus</i>
	<i>Lathyrus paranensis</i>	
PP	<i>Aniseia argentina</i>	<i>Stigmaphyllon bonariense</i>
	<i>Byttneria urticifolia</i>	<i>Urvillea uniloba</i>
	<i>Dolichandra dentata</i>	<i>Vigna hookerii</i>
	<i>Lathyrus parodii</i>	
RE	<i>Funastrum flavum</i>	<i>Oxypetalum sylvestre</i>
	<i>Lathyrus nigrivalvis</i>	<i>Vicia platensis</i>
	<i>Microgramma mertoniana</i>	

áreas de endemismo. El área de estudio queda por lo tanto encerrada dentro de estas unidades, y no dentro de la provincia Pampeana del dominio Chaqueño.

Las especies de la categoría restringida se encuentran asociadas con esta vegetación paranaense pero acotadas a los márgenes de los grandes ríos de la cuenca desde el límite sur de la provincia Paranaense sensu Morrone (2014) hasta el Río de la Plata (fig. 3). Además de las especies aquí estudiadas de plantas epífitas y trepadoras, se conocen animales como vertebrados (Arzamendia y Giraudo, 2009) y arácnidos (Acosta, 2002; Ringuelet, 1959) endémicos restringidos a los humedales del sistema. Esto nos permitiría reconocer esta zona como un área de endemismo por la superposición casi completa de *Oxypetalum sylvestre* y

Funastrum flavum (fig. 3), lo cual deberá ser abordado en estudios posteriores. Este patrón de distribución es muy notable en numerosos organismos, como por ejemplo los árboles de la selva marginal del sistema fluvial, que tienen todos una distribución coincidente con el territorio que compone las selvas mixtas de la provincia Paranaense y se extienden hacia el sur siguiendo los ejes fluviales (e.g., *Inga uraguensis*, *Pouteria salicifolia*, *Ocotea acutifolia* y *Terminalia australis*) o solo el río Uruguay (*Lonchocarpus nitidus*) (Cabrera y Dawson, 1944; Menalled y Adamoli, 1995).

Los diferentes tramos de los ríos del sistema fluvial del Plata fueron agrupados utilizando datos de distribución de serpientes (Arzamendia et al., 2015). De este análisis se

desprende que, si bien todo el sistema tiene una influencia de la provincia Paranaense, solo los tramos altos de los ríos Paraná y Uruguay (e.g., las partes que bordean la provincia de Misiones) se encuentran fuertemente vinculados con ella, mientras que río abajo ambos cursos adquieren entidad propia y se vinculan más entre ellos y con el Chaco Húmedo. El área de endemismo selva Atlántica + río Uruguay, reconocida por Giraudo y Arzamendia (2018), es compatible con nuestros resultados y muestra la influencia de la provincia Paranaense hasta los ríos de la Plata y Uruguay. Esta influencia sobre el río Uruguay y sus afluentes se observa también en los patrones de distribución de los Ephemeroptera del Uruguay (Dos Santos et al., 2016). Si bien estos autores generalizan sus resultados atribuyendo una influencia Paranaense a todos los ecosistemas del Uruguay, los insectos estudiados (cuyas etapas inmaduras están ligadas al ambiente acuático) probablemente estén reflejando la relación de los ríos y arroyos de dicho país con la provincia Paranaense.

Por otra parte, no se hallaron especies endémicas del Chaco Húmedo que habiten en el norte de Buenos Aires, por lo cual, posiblemente el área de endemismo Chaco Húmedo de Giraudo y Arzamendia (2018) no se extienda tan al sur como lo muestran en su mapa. La distribución geográfica de *Lathyrus nigrivalvis* podría incluirse en esta área, aunque su vinculación con el río Paraná es tan notable que se decidió categorizarla como especie restringida (fig.3c). Prado (1993) analizó la vegetación del Chaco, demostrando que los bosques que marginan al río Paraná y sus tributarios en el Chaco Húmedo no pertenecerían a la provincia Chaqueña propiamente dicha, sino a la provincia Paranaense. Esta situación resalta la necesidad de realizar estudios enfocados en esta área.

Concluimos que es posible reconocer el área de estudio como una unidad perteneciente a la provincia Paranaense. Esto apoya el concepto original de Cabrera (1953) respecto a que las selvas en galería del Río de la Plata se pueden considerar una extensión del distrito de las selvas mixtas

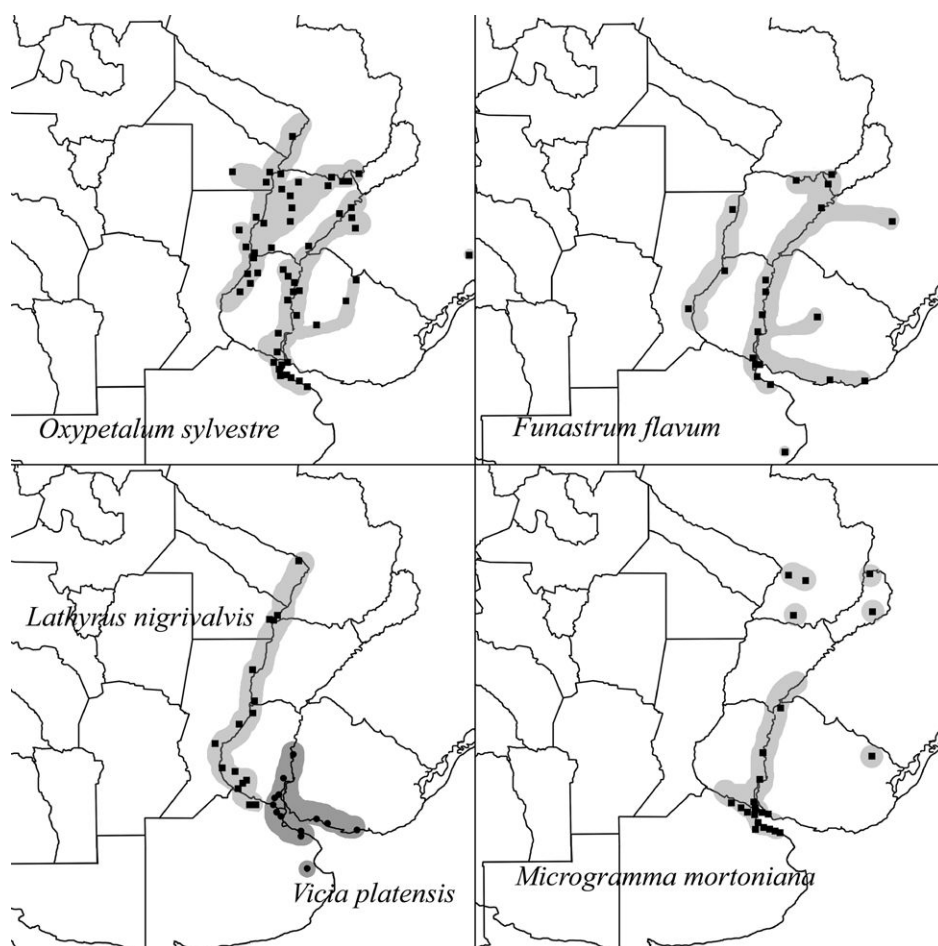


Figura 3. Áreas de distribución de las especies restringidas al área de estudio.

de la provincia Paranaense. La consolidación de esta hipótesis implicaría que en el sistema de reservas costeras se estaría protegiendo una unidad de escasa extensión y muy amenazada.

Agradecimientos

A Jorge V. Crisci y Liliana Katinas por su lectura crítica. Este trabajo se llevó a cabo gracias al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (PIP 0446). Este agradecimiento se hace extensivo a los dos revisores anónimos que contribuyeron a mejorar el manuscrito original y al editor Juan J. Morrone por su atención y amabilidad.

Referencias

- Acosta, L. E. (2002). Patrones zoogeográficos de los opiliones argentinos (Arachnida: Opiliones). *Revista Iberoamericana de Aracnología*, 6, 69–84.
- Arbo M. M. y Tressens S. G. (2002). Flora del Iberá. Corrientes, Argentina, Ed. EUDENE.
- Arzamendia, V. y Giraudo, A. R. (2009). Influence of large South American rivers of the Plata Basin on distributional patterns of tropical snakes: a panbiogeographical analysis. *Journal of Biogeography*, 36, 1739–1749.
- Arzamendia, V., Giraudo, A. R. y Bellini, G. P. (2015). Relaciones biogeográficas de los grandes ríos de la cuenca del Plata basadas en ensambles de serpientes. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 674–684.
- Burkart, A. (1957). Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana*, 11, 457–561.
- Burkart, A. (Ed.). (1987). *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina)*, partes 1-6. Buenos Aires: INTA.
- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O. y Gómez, D. A. (1999). *Eco-regiones de la Argentina*. Buenos Aires: Administración de Parques Nacionales y Programa de Desarrollo Institucional Ambiental, Presidencia de la Nación.
- Cabanillas, P. A. y Hurrell, J. A. (2012). Plantas trepadoras: Tipo biológico y clasificación. *Ciencias Morfológicas*, 14, 1–15.
- Cabrera, A. L. (1949). Las Comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (provincia de Buenos Aires, República Argentina). *Lilloa*, 20, 269–281.
- Cabrera, A. L. (1951). Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 4, 21–65.
- Cabrera, A. L. (1953). Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista Museo de La Plata, nueva serie, Sección Botánica*, 8, 87–168.
- Cabrera, A. L. (1958). Fitogeografía. En F. De Aparicio y H. A. Difrieri (Eds.), *La Argentina Suma de Geografía Tomo III* (pp. 103–207). Buenos Aires: Peuser.
- Cabrera, A. L. (1970). *Flora de la provincia de Buenos Aires*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (Argentina).
- Cabrera, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14, 1–42.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. En L. R. Parodi (Ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo 2* (pp. 1–85). Buenos Aires: ACME.
- Cabrera, A. L. y Dawson, G. (1944). La selva marginal de Punta Lara en la ribera argentina del Río de la Plata. *Revista Museo de La Plata, nueva serie, Sección Botánica*, 5, 267–382.
- Cabrera, A. L. y Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina. Monografía 13*. Washington, DC: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- Cavallotto, J. L. (2002). Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 57, 376–388.
- Cellini, J. M., Salomón, L. y Donadio A. (2012). *Tillandsia myosura* Griseb. Ex Baker (Bromeliaceae), una nueva cita para la flora de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Bonplandia*, 21, 183–188.
- Crisci, J. V., Katinas, L. y Posadas, P. (2003). *Historical biogeography, an introduction*. Cambridge, Massachusetts-London, England: Harvard University Press.
- De la Sota, E. R. (1973). A new species of *Microgramma* from Argentina. *American Fern Journal*, 63, 61–64.
- Di Giacomo, A. S. y Contreras, J. R. (2002). Consideraciones acerca de la diversidad de las aves en relación con el eje fluvial Paraguay-Paraná, en Sudamérica. *Historia Natural, segunda serie*, 1, 23–29.
- Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P. et al. (1995). *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. Washington D.C.: World Bank.
- Dos Santos, D. A., Emmerich, D., Molineri, C., Nieto, C. y Domínguez, E. (2016). On the position of Uruguay in the South American biogeographical puzzle: insights from Ephemeroptera (Insecta). *Journal of Biogeography*, 43, 361–371.
- Dosil-Hiriart, F., Cabanillas, P. A., Apodaca, M. J., Benedictto, M. Barral, L. y Guerrero, E. L. (2018). Listado comentado de las plantas vasculares trepadoras y epífitas de la costa rioplatense del Partido de Quilmes (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 53, 103–113.
- Eliás, G. D. V. y Aagesen, L. (2016). Areas of vascular plants endemism in the Monte desert (Argentina). *Phytotaxa*, 266, 161–182.
- Escalante, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 551–560.
- Fonseca, L. H. M., Cabral, S. M., Agra, M. D. F. y Lohmann, L. G. (2017). Taxonomic revision of *Dolichandra* (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *Phytotaxa*, 301, 1–70.
- Giraudo, A. R. y Arzamendia V. (2004). ¿Son los humedales fluviales de la Cuenca del Plata, corredores de biodiversidad? Los amniotas como ejemplo. En J. J. Neiff, (Eds.), *Humedales*

- de Iberoamérica (pp. 157–170). La Habana: CYTED, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el desarrollo – Red Iberoamericana de Humedales (RIHU).
- Giraud, A. R. y Arzamendia, V. (2018). Descriptive bioregionalisation and conservation biogeography: what is the true bioregional representativeness of protected areas? *Australian Systematic Botany*, 30, 403–413.
- Giudice, G. E., Ramos-Giacosa, J. P., Luján-Luna, M., Yáñez, A. y de la Sota, E. R. (2011). Diversidad de helechos y licófitas de la Reserva Natural Punta Lara, Buenos Aires, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 59, 1037–1046.
- Grela, I. A. (2004). *Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay. Propuesta para la delimitación de dendrofloras (Tesis de maestría en Ciencias Biológicas orientación Botánica)*. Universidad de la Republica. República Oriental del Uruguay.
- Guerrero, E. L. (2014). *El paradigma del relicto de selva marginal y las políticas de conservación de bosques nativos en el noreste de la provincia de Buenos Aires: una revisión crítica*. Buenos Aires: IPID.
- Guerrero, E. L. y Cellini, J. M. (2017). Corrimiento del límite austral en 3 especies de *Pleopeltis* (Polypodiaceae) y su posible relación con el cambio climático en Buenos Aires, Argentina. *Cuadernos de Investigación UNED*, 9, 51–58.
- Guerrero, E. L., Suazo-Lara, F., Ortiz, N. R., Buet-Constantino, F. y Simon, P. (2012). Relevamiento biótico de la costa rioplatense de los partidos de Quilmes y Avellaneda (Buenos Aires, Argentina). Parte I: aspectos ambientales, botánicos y fauna de Opiliones (Arachnida), Mygalomorphae, (Arachnida) y Chilopoda (Myriapoda). *Historia Natural, tercera serie*, 2, 31–56.
- Hauman, L. (1925). Le végétation de l'île de Martín García dans le Río de la Plata. *Publicaciones del Instituto de Investigaciones Geográficas*, 10, 1–36.
- Hueck, K. (1972). *Mapa de la vegetación de Sudamérica*. Stuttgart, Munich: Verlag.
- Hurrell, J. A. (2000). *Biota rioplatense V. Plantas trepadoras, nativas y exóticas*. Buenos Aires: LOLA.
- Lahitte, H. B. y Hurrell, J. A. (1996). *Plantas hidrófilas de la Isla Martín García (Buenos Aires, República Argentina)*. La Plata, Buenos Aires: CIC.
- Marcolini, G. P. y Parker, S. (1992). Geomorfología del delta del Paraná y su extensión hacia el río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 47, 243–249.
- Matteucci, S. D. (2012). Ecorregión delta e islas de los ríos Paraná y Uruguay. En J. Morello, S. D. Matteucci, A. F. Rodríguez y M. E. Silva (Eds.), *Ecorregiones y complejos ecosistémicos de Argentina*. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.
- Menalled, F. D. y Adamoli, J. M. (1995). A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River Delta, Argentina. *Plant Ecology*, 120, 81–90.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1–110.
- Moschione, F. y Klimaitis, J. (1988). *Flora de Punta Lara*. Cartilla sistemática de los vegetales superiores de la Reserva de Selva Marginal de Punta Lara y alrededores (Provincia de Buenos Aires). Berisso, Buenos Aires: Grupo de Observadores Ribereños de Aves.
- Neiff, J. J. (1990). Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15, 424–441.
- Neiff, J. J. (2001). Humedales de la Argentina: sinopsis, problemas y perspectivas futuras. En A. F. Cirelli (Eds.), *El Agua en Iberoamerica, funciones de los humedales, calidad de vida y agua segura* (pp. 83–112). Buenos Aires: CYTED.
- Neiff, J. J., Poi De Neiff, A. S. G. y Casco, S. L. (2005). Importancia ecológica del corredor fluvial Paraguay-Paraná como contexto del manejo sostenible. En J. Petean y J. Capato (Eds.), *Humedales fluviales de América del Sur* (pp. 193–210). Buenos Aires: Proteger.
- Noguera-Urbano, E. A. (2016). Areas of endemism: travelling through space and the unexplored dimension. *Systematics and Biodiversity*, 14, 131–139.
- Nores, M., Cerana, M. M. y Serra, D. A. (2005). Dispersal of forest birds and trees along the Uruguay River in southern South America. *Diversity and distributions*, 11, 205–217.
- Oakley, L. J., Prado, D. y Adámoli, J. (2005). Aspectos biogeográficos del corredor fluvial Paraguay-Paraná. *Miscelanea Insugeo*, 14, 245–258.
- Oliveira-Filho, A. T., Budke, J. C., Jarenkow, J. A., Eisenlohr, P. V. y Neves, D. R. (2013). Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology*, 8, 242–260.
- Pensiero, J. F., Gutiérrez, H. F., Luchetti, A. M., Exner, E., Kern, V., Brnich, E. et al. (2005). *Flora vascular de la provincia de Santa Fe. Claves para el reconocimiento de las familias y géneros. Catálogo sistemático de las especies*. Santa Fe, Argentina: Universidad Nacional del Litoral.
- Platnick, N. I. (1991). On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, 4, 11–12.
- Prado, D. (1993). What is the Gran Chaco vegetation in South America? II: a redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48, 615–629.
- Ribichich, A. M. (2002). El modelo clásico de la fitogeografía de Argentina: un análisis crítico. *Interciencia*, 27, 669–675.
- Ringuelet, R. A. (1955). Panorama zoogeográfico de la provincia de Buenos Aires. *Notas del Museo de La Plata, Zoología*, 18, 1–15.
- Ringuelet, R. A. (1959). Los arácnidos argentinos del orden Opiliones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie, Colección Zoológica*, 5, 127–439.
- Ringuelet, R. A. (1961). Rasgos fundamentales de la Zoogeografía de la Argentina. *Physis*, 22, 151–170.
- Rodríguez-Tourón, G. y Gasparri, B. (2017). Actualización de la flora del Parque Natural Municipal Ribera Norte, San Isidro, provincia de Buenos Aires Argentina. *Historia Natural, tercera serie*, 7, 129–144.
- Smith, L. B. y Downs, R. J. (1977). *Bromeliaceae (Tillandsioideae)*. Flora Neotropica (monograph 14, part 2).

Nueva York: Haffner Press.

Zanotti, C. A., Suescún, M. A. y Mathieu, G. (2012). Sinopsis y novedades taxonómicas de *Peperomia*: Piperaceae en la Argentina. *Darwiniana, nueva serie*, 50, 124–147.

Zuloaga, F., Morrone, O. y Belgrano, M. (2008). *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*, Volumes 1–3. Sant Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden.